жение было отмечено с начала августа, а в 1981 г. 19.VI; у *Ch. sphaericus* в 1980 г. двуполое размножение наблюдалось в июле и августе, а в 1981 г.— со второй половины мая. Однако двуполое размножение начиналось и в 1980, и в 1981 году примерно за одно и то же время до полного высыхания (у *A. rectangula* за один месяц, а у *Ch. sphaericus* за два месяца). Впрочем, популяции ракообразных не всегда четко реагируют на быстрое высыхание и успевают образовать покоящиеся стадии. Так, *D. curvirostris* размножавшаяся партеногенетически в июле и августе 1980 г., при высыхании погибла, не образовав латентных яиц. Однако воспроизведение популяции к следующему году было уже обеспечено при весеннем двуполом размножении. Также и популяции *C. reticulata. S. expinosus* в 1981 г. при более быстром высыхании водоема не успели перейти к двуполому размножению.

Характерная особенность большинства видов ветвистоусых в рассматриваемом водоеме — наличие одновременно двух типов размножения — партеногенетического и двуполого. Однако к двуполому размножению переходит лишь меньшая часть популяции, большая же часть продолжает размножаться партеногенетически. Согласно А. В. Макрушину (1978), такая особенность является приспособительной, обеспечивающей выживание популяции в нестабильных условиях. Однако при этом значительная часть популяции может погибнуть, не успев образовать покоящихся яиц и перейти в стадию диапаузы.

Грезе Б. С. К биологии мелких пересыхающих водоемов.— Рус. гидробиол. журн., 1929, **7**, № 1—3, с. 38—49.

Журавель П. А. Фауна временных водоемов юго-востока Украины.— В кн.: Растительный и животный мир юго-востока Украины. Днепропетровск, 1948, ч. 2, вып. 4, с. 3—6.

Зимбалевская Л. П. К биологии пересыхающих водоемов.— Гидробиол. журн., 1967, **3**, № 4, с. 70—74.

Зиновьев Л. П. Пересыхающие водоемы Троицкого лесостепного заповедника и его окрестностей.— Изв. Перм. н.-и. ин-та, 1933, **7** № 9 / 10, с. 319—360.

Масловский А. Д. Данные к характеристике пересыхающих водоемов.— Тр. н.-и. Ин-та биологии Харьков. ун-та, 1950, **14 / 15**, с. 233—240.

Сабанєєв П. П. Зоопланктон заплавних водойм заповідника «Гористе».— В кн.: Природа заповідника «Гористе». Київ : Вид-во АН УРСР, 1941, с. 59—94.

Шкорбатов Ю. Л. Очерк фауны жаброногих ракообразных временных водоемов.— Тр. н.-и. ин-та биологии Харьков. ун-та, 1950, **14 / 16**, с. 241—250.

Wissing G. B., Mackay R. S., Smith S. M. Evolutionary and ecological strategies of animales in annual temporary pools.— Arch. Hydrobiol., 1980, **58**, N 1 / 2, S. 97—206.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 29.04.82

УДК 595.422:591.5

Л. А. Колодочка

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХИЩНОГО КЛЕЩА *AMBLYSEIUS LONGISPINOSUS*

В статье приведены результаты дальнейших исследований экологии хищных клещей-фитосейид фауны СССР, обитающих на растениях и осуществляющих естественный контроль численности популяций растительноядных клещей. Как сообщалось ранее (Акимов, Колодочка, 1981), в Приморском крае и Сахалинской обл. РСФСР нами был обнаружен вид *Amblyseius longispinosus* (Evans) (Parasitiformes, Phytoseiidae), высокая степень агрессивности которого по отношению к жертве (тетраниховым клещам) выгодно отличает его от остальных облигатно-хищных видов этого рода.

В лабораторных условиях проведен ряд экспериментов, позволивших выяснить основные экологические характеристики этого акарифага и сравнить полученные результаты с имеющимися данными для других видов фитосейид. Некоторые особенности питания *A. longispinosus* животной пищей были обсуждены Мори (Mori, 1969). Возраже-

ния относительно его выводов о хищнических способностях этого акарифага приведены в упомянутой нашей статье (Акимов, Колодочка, 1981). Здесь мы ограничимся констатацией того, что Мори, не исследуя отношения этого вида хищника ко всем фазам развития жертвы, сделал вывод о невысокой степени хищничества *A. longispinosus*. Таким образом, целью настоящей работы было восполнение некоторых пробелов в познании экологии *A. longispinosus*.

Клещей *A. longispinosus* разводили в лаборатории на зараженных клещами *Tetranychus urticae* (Koch) растениях фасоли, откуда получали живой материал для опытов в необходимых количествах. Эксперименты проводили в освещенных термостатах, где поддерживалась температура 26,0 ± 0,5 °С, относительная влажность воздуха 90—95% и световой день 18 ч, что исключало выработку диапаузы у клещей.

Методика проведения экспериментов в общем аналогична описанной нами ранее (Колодочка, 1977, 1978) и отличается от нее лишь в деталях. Хищников в опытах содержали на пластинках, вырезанных из листьев фасоли и помещенных на поверхность воды в чашках Петри. Для определения активности питания преимагинальных фаз развития акарифага клещей содержали от яйца до имаго индивидуально на пластинках размером 1 × 1 см. Каждому хищнику в качестве пищи предлагали по 15 яиц обыкновенного паутинного клеща. При очередных учетах количества съеденной хищными клещами пищи подсчитывали уничтоженные яйца жертвы и пополняли их запас до указанной нормы. Учеты проводили один раз в сутки при температуре 14 °С, четыре раза — при 22° и шесть раз — при 30°. Результаты экспериментов приведены в табл. 1.

Таблица 1. Активность питания нимф *Amblyseius longispinosus* яйцами *Tetranychus urticae* при различной температуре

t, °С	Самцы		Самки	
	Особей в опыте	Съедено яиц жертвы	Особей в опыте	Съедено яиц жертвы
14	6	6,7±0,60	14	10,1±0,47
22	8	6,4±0,60	21	10,0±0,41
30	7	6,2±0,68	21	10,0±0,52

Для установления влияния характера пищи на продуктивность самок хищных клещей их выбирали из лабораторной культуры на фазе дейтонимфы, готовящейся к линьке, и помещали индивидуально на пластинки из листьев фасоли размером 2 × 3 см совместно с пятью самцами. После линьки дейтонимфы в самку она копулировала с одним из самцов (остальных убирали). При окончании копуляции самца удаляли. Таким образом, в опытах были использованы одновозрастные самки в первоначально сходном физиологическом состоянии. На протяжении опыта самцов подсаживали к самкам неоднократно, так как ранее было замечено, что для полной реализации репродуктивной способности самкам *A. longispinosus* необходимо двух-трехкратное оплодотворение. После повторных копуляций самцов удаляли. Этот опыт проведен в двух вариантах. В первом случае пищей хищникам служили яйца *T. urticae* (100 яиц ежедневно на каждую самку), в другом — дейтонимфы-хризолиды того же вида жертвы (15 нимф ежедневно на каждую самку акарифага). Количество жертв, превышающее суточную потребность хищников в пище, устанавливали в предварительных опытах. Учет количества съеденных жертв и отложенных акарифагами яиц проводили ежедневно. После чего хищников переносили на новые пластинки с жертвами, а отложенные самками *A. longispinosus* яйца использовали в опыте по определению популяционных показателей этого вида акарифага. При этом потомство хищников выращивали до имаго, составляли таблицы выживания и обрабатывали данные по методу Берча (Birch, 1948),

который применительно к клещам-фитосейидам был изложен Лаингом в его ранних работах (Laing, 1968, 1969). Цифровой материал, полученный в опытах, статистически обрабатывали. Кривые на рисунках выровнены методом взвешенной скользящей средней (Урбах, 1963). Ось ординат на графиках дана в логарифмическом масштабе. Вертикальные линии, отходящие от усредненных экспериментальных точек, показывают размах стандартного отклонения от среднего значения.

Общее количество яиц, отложенных в среднем самкой хищника за весь период яйцекладки, определяли суммированием соответствующих средних данных по каждому дню овипозиционного периода (табл. 2).

Таблица 2. Плодовитость самок ***Amblyseius longispinosus*** **при питании яйцами и дейтонимфами** ***Tetranychus urticae***

Жертва	Длительность овипозиции, сутки	Плодовитость одной самки, яиц			
		суточная		за овипозицию	
		средняя	макс.	средняя	макс.
Яйцо	14,3±1,76	3,8±0,13	5	54,6±1,83	64
Дейтонимфа	8,9±0,86	2,0±0,13	4	17,8±1,16	28

Среднесуточная плодовитость самок получена как частное от деления общего количества отложенных яиц на среднюю продолжительность овипозиции. Аналогично определены средние значения общего количества уничтоженных за весь период яйцекладки жертв и среднесуточная прожорливость одной самки (табл. 3). Сравнение результатов экспериментов проводили с применением критерия Стьюдента (Урбах, 1963).

Таблица 3. Активность питания самок ***Amblyseius longispinosus*** **яйцами и дейтонимфами** ***Tetranychus urticae*** **(в каждом опыте 10 самок)**

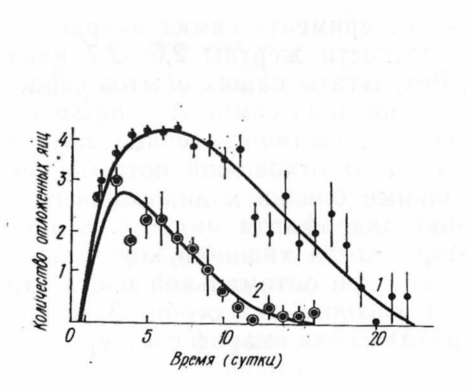
Жертва	Съедено одной самкой, шт.		
	в сутки	за период яйцекладки	
		среднее	макс.
Яйцо	45,9±2,67	655,8±38,20	1421
Дейтонимфа	10,1±1,16	90,1±10,35	169

Как мы сообщали (Акимов, Колодочка, 1981), питание личинок *A. longispinosus* не было зарегистрировано. Дальнейшие наблюдения также подтверждают это.

В результате изучения характера питания нимфальных стадий развития этого вида выяснено, что температурный фактор не влияет на количество пищи, потребляемой хищниками в процессе их развития (табл. 1). Имеющееся на первый взгляд снижение активности питания самцов при повышении температуры статистически не значимо. В процессе преимагинального развития при всех температурных режимах самки съедали в целом больше яиц жертвы, чем самцы (различие достоверно при 0,1 %-ном уровне значимости). Такая же закономерность обнаружена у нимф вида *Amblyseius chilenensis* (Wei-Lan Ma, Laing, 1973). Причем в экспериментах нимфы *A. chilenensis* с повышением температуры становились прожорливее. Наши опыты не показали наличия подобного эффекта у *A. longispinosus*.

После копуляции самки *A. longispinosus* откладывают первое яйцо в среднем через 0,91 ± 0,016 суток (21,8 ± 0,4 ч). Это меньше, чем преовипозиционный период других исследованных фитосейид (табл. 4). Дальнейший процесс яйцекладки отражен на рис. 1 и сходен с таковым

других видов семейства (McClanahan, 1968; Колодочка, 1977; Amano, Chant, 1977). Анализ кривых графика показывает, что вначале наблюдается увеличение числа откладываемых самками хищника яиц до максимума, далее происходит постепенное снижение яйцепродукции до нуля, и самки переходят в постовипозиционный период. При этом они еще питаются, но яиц не откладывают. Из рис. 1 видно, что питаясь яйцами *T. urticae*, самки *A. longispinosus* имеют гораздо большую плодовитость по сравнению с самками, питающимися дейтонимфами жертвы. Такой же вывод можно сделать и при анализе данных табл. 2, различия между



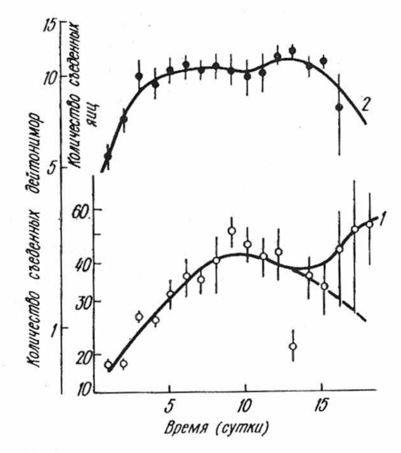


Рис. 1. Яйцекладка самок *Amblyseius longispinosus* в зависимости от их возраста при питании яйцами *(1)* и дейтонимфами *(2)* обыкновенного паутинного клеща.

Рис. 2. Активность питания самок *Amblyseius longispinosus* в зависимости от их возраста яйцами *(1)* и дейтонимфами *(2)* обыкновенного паутинного клеща.

которыми подтверждаются статистически при 1 %-ном уровне значимости. Овипозиционный период самок в первом случае продолжительнее, а спад яйцепродукции замедлен (кривая 1 на рис. 1). Общее среднее количество отложенных одной самкой яиц и ежесуточная средняя яйцепродукция акарифага также значительно (в 3 раза) больше при питании яйцами *T. urticae*, чем дейтонимфами этой жертвы (табл. 2). Таким образом, предпочтительное потребление клещами *A. longispinosus* яиц обыкновенного паутинного клеща может объясняться не только большей их доступностью для хищников вследствие неподвижности и

Таблица 4. Основные показатели плодовитости некоторых видов клещей-фитосейид

Вид	Продолжительность, сутки		Отложено одной самкой яиц		t в опыте, °C	Источник информации
	преовипозиции	овипозиции	за овипозицию	в сутки		
A. andersoni *	1,21±0,07	21,7±1,68	39,9±0,93	1,84	26,0	Колодочка, 1977
A. reductus *	1,76±0,12	18,6±0,83	31,0±0,56	1,67	26,0	То же
A. longispinosus **	0,91±0,016	14,3±1,76	54,6±1,83	3,8±0,13	26,0	Ориг. данные
A. chilenensis	1,5±0,5	13,4±5,3	43,3	3,1±0,5	25	Wei-Lan Ma, Laing, 1973
Ph. persimilis	1,34±0,28	23,3±5,54	719±15,34	3,1±0,15	25	Amano, Chant, 1978
A. andersoni	2,14±0,27	39,5±2,20	57,0±5,76	1,44±0,09	25	То же

* Данные получены для однократно оплодотворенных самок; ** при питании яйцами *Tetranychus urticae*.

численного преобладания в колониях, но и их большей пищевой ценностью по сравнению с подвижными фазами.

Сравнение плодовитости *A. longispinosus* с данными о репродуктивных способностях других исследованных видов фитосейид позволяет сделать вывод о высокой среднесуточной яйцепродукции этого хищника (табл. 4). По этому показателю *A. longispinosus* даже превышает хорошо зарекомендовавшего себя в биометоде клеща *Phytoseiulus persimilis*. Более короткий период овипозиции позволяет *A. longispinosus* быстрее обновлять популяцию, что ведет к эффективному росту численности этих клещей, так как известно, что молодые самки фитосейид в возрасте до двух недель (при 26 °C) наиболее продуктивны. Рис. 1 служит этому наглядным подтверждением.

Мори (1967) установил, что за 8 ч эксперимента самка акарифага съедала в среднем при оптимальной плотности жертвы 2,6—2,7 яйца *T. urticae* (рис. 1 в указанной работе). Результаты наших опытов свидетельствуют о гораздо большей активности питания самок *A. longispinosus*. При пересчете на 8-часовой интервал количество съеденных самкой хищника яиц достигало в среднем 15,3 шт. В отношении потребления *A. longispinosus* нимф жертвы наши данные близки к аналогичным в статье Мори. Так, количество съеденных акарифагом нимф *T. urticae* за 8 ч наблюдений в экспериментах Мори, когда хищники контактировали с жертвой на листе бумаги, достигало при оптимальной плотности жертв в среднем 6,0 особей, а на листе фасоли — 4,2 особи. В наших опытах (в пересчете на 8-часовой интервал) самка акарифага в среднем уничтожала 5,8 дейтонимф.

В начале овипозиционного периода активность питания хищников увеличивается с каждым днем (рис. 2), что свойственно и другим видам фитосейид. При питании дейтонимфами *T. urticae* активность питания достигает наибольшего значения на 3—5-е сутки после откладки первого яйца (кривая *2* на рис. 2), при этом самка хищника в сутки уничтожает в среднем 10—12 жертв. Если же в качестве пищи используются яйца *T. urticae*, процесс нарастания активности питания самок акарифага несколько замедлен; максимум наступает на 8—10-е сутки и составляет 40—50 яиц в среднем на одну самку ежесуточно (кривая *1* на рис. 2). После достижения максимума потребляемой в сутки пищи агрессивность акарифагов по отношению к жертве удерживается на этом уровне некоторое время, различное при питании разными жертвами. Так, питаясь дейтонимфами, самки хищников сохраняют активность питания более или менее неизменной на протяжении 10—12 дней, а питаясь яйцами, только 3—5 суток. В первом случае после этого наступает устойчивое снижение потребления жертв, во втором — наблюдается временное снижение уровня активности питания, а далее следует подъем до максимума. Такое явление необычно и не отмечалось у ранее исследованных нами фитосейид (Колодочка, 1977). Ожидаемый ход процесса показан на рис. 2 пунктиром. В литературе мы также не нашли описания подобных наблюдений. В настоящее время мы не можем дать удовлетворительного объяснения указанному нарастанию уровня потребления жертв в заключительной фазе овипозиции. Для этого нужны дополнительные исследования, проведенные на большем материале. В случае подтверждения этого феномена свойство *A. longispinosus* при спаде яйцепродукции сохранять достигнутый уровень активности питания еще больше увеличит ценность этого акарифага как агента биологической борьбы с паутинными клещами.

В табл. 5 помещены вычисленные нами для *A. longispinosus* основные показатели, характеризующие рост численности популяции этого хищника при стабильных условиях внешней среды. Легко видеть, что вынужденное питание дейтонимфами жертвы приводит к снижению всех популяционных показателей этого акарифага. Исключения не представляет и длительность генерации (T), которая при этом уменьшается за

Таблица 5. Популяционные показатели * клещей-фитосейид рода *Amblyseius*

Вид	r_m	λ	T	R_0	Температура в опыте, °C	Источник информации
A longispinosus **	0,345	1,41	9,80	29,41	26,0	Ориг. данные
A. longispinosus ***	0,273	1,31	8,52	10,25	26,0	То же
A. andersoni	0,241****	1,27	13,23	24,21	26,0	Колодочка, 1978
A. reductus	0,192****	1,21	14,98	17,72	26,0	То же
A. chilenensis	0,287	1,33	11,74	29,09	25,0	Wei-Lan Ma, Laing, 1973

* расшифровка обозначений дана в тексте; ** при питании яйцами *Tetranychus urticae*; *** при питании дейтонимфами *Tetranychus urticae*; **** данные получены для однократно оплодотворенных самок.

счет укорачивания овипозиционного периода. Чистая скорость естественного увеличения (R_0) сокращается почти втрое по сравнению с R_0 при питании яйцами жертвы. Заметно уменьшаются предельная скорость роста популяции (λ) и врожденная скорость естественного увеличения (r_m). Приведенные данные еще раз демонстрируют значительную пищевую ценность яиц обыкновенного паутинного клеща для *A. longispinosus.*

Врожденная скорость естественного увеличения популяции (r_m) у этого вида акарифага значительно больше аналогичного параметра у других исследованных видов рода *Amblyseius*. Это позволяет *A. longispinosus* при оптимальных условиях стремительно наращивать свою численность, заметно опережая при этом другие виды рода. Такое свойство акарифага очень ценно при использовании его в качестве ограничителя численности паутинных клещей. Вследствие высокой агрессивности и большой скорости естественного увеличения *A. longispinosus* способен, уничтожая в первую очередь яйца паутинных клещей, в короткий срок угнетать популяцию фитофага. При этом хищник во время вспышек численности вредителя лишает фитофага возможности увеличивать плотность популяции по экспоненциальной зависимости и активно сдерживает ее в стационарном состоянии.

SUMMARY. Under optimal conditions, demographic parameters of *Amblyseius longispinosus* appeared to be higher than in other species of the genus. Population increase rate at the feeding on spider mite eggs is higher than on deutonymphs. *A. longispinosus* is found to be promising as a biological agent of spider mite control.

Акимов И. А., Колодочка Л. А. Amblyseius longispinosus (Evans) (Parasitiformes, Phytoseiidae) — перспективный хищный клещ для биологического метода.— Вестн. зоологии, 1981, № 5, с. 78—81.

Колодочка Л. А. Особенности питания и яйцекладки некоторых видов хищных клещей-фитосейид.— Экология, 1977, № 2, с. 103—106.

Колодочка Л. А. Некоторые демографические показатели двух видов клещей-фитосейид (Parasitiformes, Phytoseiidae).— Там же, 1978, № 4, с. 62—65.

Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков.— М.: Изд-во АН СССР, 1963.— 324 с.

Amano H., Chant D. A. Life history and reproduction of two species of predacious mites, Phytoseiulus persimilis Athias-Henriot and Amblyseius andersoni (Chant) (Acarina: Phytoseiidae).— Can. J. Zool., 1977, **55**, N 12, p. 1978—1983.

Amano H., Chant D. A. Some factors affecting reproduction and sex ratios in two species of predacious mites, Phytoseiulus persimilis Athias-Henriot and Amblyseius andersoni (Chant) (Acarina: Phytoseiidae).— Ibid., 1978, **56**, N 7, p. 1593—1607.

Birch L. C. The intrinsic rate of natural increase of an insect population.— J. Animal. Ecol. 1948, **17**, N 1, p. 15—26.

Laing J. E. Life history and life table of Phytoseiulus persimilis Athias-Henriot.— Acarologia, 1968, **10**, N 4, p. 578—588.

Laing J. E. Life history and life table of Metaseiulus occidentalis.— Ann. Entomol. Soc. America, 1969, **62**, N 5, p. 978—982.

McClanahan R. J. Influence of temperature on the reproductive potential of two mite predators of the two-spotted spider mite.— Can. Entomol. 1968, **100**, N 5, p. 549—556.

Mori H. The influence of prey density on the predation of Amblyseius longispinosus (Evans) (Acarina: Phytoseiidae).— Proc. 2nd Intern. Congr. Acarol., Sutton Bonington, 1967. Budapest, 1969, p. 149—153.

Wei-Lan Ma, Laing J. E. Biology, potential for increase and prey consumption of Amblyseius chilenensis (Dosse) (Acarina: Phytoseiidae).— Entomophaga, 1973, **18**, N 1, p. 47—60.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР
Получено 01.02.82

УДК 595.423

Г. Д. Сергиенко

К ИЗУЧЕНИЮ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ КРЫМА

Специальному изучению фауны орибатид Крыма посвящены работы Е. В. Гордеевой (1970, 1973, 1978, 1980, 1983). До их публикаций имелись лишь отдельные небольшие по объему данные. Е. В. Гордеева исследовала подстилку и верхний горизонт почвы в лесах трех типов Горного Крыма, а также в степной части Крыма. Всего ею выявлены 337 видов панцирных клещей (к настоящему времени в литературе указывается до 200 видов). Сведения по орибатидам Арабатской стрелки опубликованы нами (Сергиенко, 1981).

Материал собирали в разные сроки 1979—1981 г. в Крыму на территории Карадагского заповедника, на Керченском п-ове и в нескольких пунктах побережья (маршрутная экспедиция). Обработаны 243 пробы из разных местообитаний орибатид (лесная подстилка, почва, мох, лишайник, гнезда птиц, гниющая древесина и другие разлагающиеся органические остатки).

В июле—августе 1980 г. изучали фауну орибатид в Карадагском заповеднике. Материал собран в Тумановой балке, на Северном перевале, северном склоне Святой горы, в дубовой роще вдоль ручья, а также на берегу моря — в Сердоликовой, Пуццолановой и Лисьей бухтах.

Лесная подстилка (13 проб) исследована, главным образом, на Северном перевале (под боярышником, кленом, ежевикой), несколько проб взяты в Тумановой балке (редколесье: дуб, клен, кизил). Во всех пробах оказались орибатиды. Обнаружены 33 вида, средняя численность в пробе 53, максимальная 180 экз. (таблица). Одновременно в пробе находили до 14 видов орибатид. Доминирующими оказались *O. pallida, P. myrmophila, A. nitens.*

Почвы (34 пробы) в горизонтах 0—5 и 5—10 см исследованы также на Северном перевале и в Тумановой балке. Орибатиды обнаружены в 30 пробах. Зарегистрированы 65 видов, численность в пробе средняя 37, максимальная 104 экз. В отдельных пробах встречалось до 15—18 видов. В разных почвенных горизонтах обнаружен сходный видовой состав при примерно равной численности. Доминировали *O. nitens, Z. vulgaris, O. pallida, C. mediocris, M. pseudofusiger, Ch. voigtsi, O. falcata, A. nitens.* В почвенных пробах, взятых под камнями в Сердоликовой и Пуццолановой бухтах, выявлены единичные особи орибатид 6 видов, которые отмечены в почве лесных участков.

В ряде случаев мы исследовали подстилочно-верхнепочвенный слой в целом (при тонком слое подстилки и твердой каменистой почве). Пробы (44) брали в Тумановой балке, на Северном перевале, северном склоне Святой горы, в дубовой роще вдоль ручья. Почти во всех пробах найдены орибатиды. Обнаружены 65 видов, средняя численность 51, максимальная 222 экз. Одновременно в пробе встречалось до 18 видов. Состав доминирующих видов оказался сходен с таковым лесной подстилки и почвы: *T. sarekensis, O. pallida, A. nitens, P. murmophila, C. mediocris, Sch. laevigatus, Ch. voigtsi, Sph. splendidus, O. nitens, P. allifera montana, G. hicostatus* и др.